

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní obor: Biologie  
Studijní program: Biologie



**Viktória Königová**

Faktory ovlivňující ontogenezi robusticity kostry u nedospělých jedinců  
Ontogeny of the human bone robusticity

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Vladimír Sládek, Ph.D.

Praha, 2020

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

.....

Viktória Königová

**Poděkování:**

Chtěla bych poděkovat svému školiteli, doc. Mgr. Vladimíru Sládkovi, Ph.D., za trpělivost při vedení mé bakalářské práce a také za vždy velmi přínosné konzultace. Dále bych ráda poděkovala členům Laboratoře antropologie kostní tkáně za ochotnou pomoc a sdílení jejich zkušeností. V neposlední řadě patří velký dík Bc. Dominikovi Véle, za podporu a cenné rady při zpracovávání tématu i psaní bakalářské práce.

## **Abstrakt**

Robusticita kostry je využívána pro rekonstrukci habituální aktivity minulých populací. Cílem práce je shrnout proces vývoje biomechanických vlastností kostí a vytvořit přehled faktorů, které mohou ovlivňovat formování robusticity v průběhu ontogeneze. Práce se zbývá vlivem genetické determinace, ekogeografických podmínek a faktorů souvisejících se subsistencí člověka. Zvláštní pozornost je věnována působení mechanické zátěže jako klíčového determinantu postkraniální robusticity. Dále jsou diskutovány vzájemné interakce faktorů působících na robusticitu nedospělých jedinců a jejich dopady na výslednou robusticitu kostí.

### **Klíčová slova:**

funkční adaptace kosti, habituální aktivita, mechanická deformace, ontogeneze, robusticita

## **Abstract**

Measures of bone robusticity are used in order to reconstruct habitual activity of past populations. The aim of this bachelor thesis is to summarize the development of bone biomechanical properties and to create an overview of the factors affecting the ontogeny of human bone robusticity. The covered influences include genetics, ecogeographical environment and subsistence strategies. An emphasis is put on the mechanical load as it is considered a key determinant of postcranial robusticity. Additionally, the interplay of these factors and its influence on the adult robusticity is discussed.

### **Key words:**

bone functional adaptation, habitual activity, ontogeny, robusticity, strain

## Seznam zkratek

A-P antero-posteriorní

M-L medio-laterální

CSG *cross sectional geometry*; geometrické uspořádání transverzálního průřezu kosti

CA *cortical area*; plocha hutné kostní tkáně na transverzálním průřezu dlouhé kosti

MA *medullary area*; plocha dřevnaté dutiny na transverzálním průřezu dlouhé kosti

TA *total subperiosteal area*; plocha transverzálního průřezu kosti (CA + MA)

%CA *percent cortical area*; relativní množství hutné kostní tkáně  $(CA / TA) \times 100$

BMD *bone mineral density*; hustota minerálů v kostní tkáni ( $\text{g}/\text{cm}^2$ )

Zkratky CSG veličin jsou uvedeny v Tabulce 1 (Příloha).

# Obsah

1. Úvod .....	1
2. Cíl práce.....	2
3. Robusticita .....	3
3.1. Mechanické základy robusticity .....	3
3.2. Kvantifikace robusticity na příčném průřezu dlouhé kosti.....	4
4. Ontogeneze kostní tkáně.....	8
4.1. Vznik a vývoj dlouhých kostí.....	8
4.2. Vývoj biomechanických parametrů kostní tkáně .....	9
5. Faktory ovlivňující vývoj robusticity .....	13
5.1. Mechanická zátěž .....	13
5.2. Genetické predispozice a populační rozdíly.....	15
5.3. Klima .....	16
5.4. Subsistenční strategie .....	17
5.4.1. Dolní končetiny: mobilita vs. terén .....	17
5.4.2. Horní končetiny: habituální aktivita.....	18
5.5. Strava.....	19
5.6. Zdravotní stav .....	20
6. Závěr.....	22
7. Literatura .....	23
8. Seznam obrázků a příloh .....	32
9. Přílohy .....	33

# 1. Úvod

Kostra je plastická sktruktura, která se v průběhu života jedince vyvíjí a mění, aby splňovala fyziologické a biomechanické požadavky lidského těla (Skedros et al., 2007). Mechanická robusticita popisuje schopnost kosti odolávat zátěži vyvolané působením mechanických sil (Ruff et al., 1993). Množství mechanické zátěže je ovlivňováno tělesnou hmotností, výškou a proporcemi jedince a zároveň fyzickou aktivitou (Ruff, 2003). Vedle mechanické zátěže na kosti působí další faktory, které ovlivňují fyziologii jedince a tím i strukturu a vlastnosti kostí (Ruff et al., 2006). Kostra nedospělých jedinců je vůči mechanickým i dalším faktorům citlivější než kostra dospělých (Pearson and Lieberman, 2004; Ruff et al., 1994; Skedros et al., 2007; Wallace et al., 2017).

Tato bakalářská práce se bude zabývat ontogenetickým vývojem robusticity a faktory, které u nedospělých jedinců ovlivňují funkční adaptaci kostí. Práce je členěna do tří hlavních celků. První část práce se zaměřuje na problematiku definice robusticity. Různí autoři využívají termín robusticita k popisu mírně odlišných parametrů. Ve starších pracích je robusticita definována jako tloušťka nebo obvod těla dlouhé kosti vzhledem k délce kosti (Bräuer, 1988; Matiezková, 1933). Dále bývá termín využíván také k vyjádření plochy transversálního průřezu dlouhé kosti vzhledem k délce kosti (Pandey et al., 2009; Pearson, 2000), nebo zesílení kosti v místech úponu svalů (Lahr and Wright, 1996). V současné době je nejrozšířenější metoda kvantifikace robusticity na základě parametrů příčného průřezu kosti vycházející z klasické mechaniky (Ruff et al., 1993; Stock and Shaw, 2007). Aby bylo možné srovnávat výsledky většího množství studií, je nutné přesně definovat parametry podle kterých je mechanická robusticita kvantifikována.

Druhá část práce shrnuje průběh ontogeneze kostní tkáně. Důraz je kladen na vývoj biomechanických vlastností dlouhých kostí postkraniálního skeletu a formování robusticity. Detailně je rozebrán mechanismus funkční adaptace kostní tkáně a průběh modelace kostí v závislosti na věku jedince.

Konkrétními faktory, které vývoj robusticity ovlivňují, se zabývá třetí část práce. Působení různých faktorů je uváděno v kontextu změn subsistenčních strategií člověka a jejich dopadu na ontogenezi nedospělých jedinců. Typ subsistenční strategie významně ovlivňuje habituální aktivity, míru fyzické zátěže, stravu, zdravotní stav i demografii populace. Dále je posuzován vliv genetických a ekogeografických populačních rozdílů na robusticitu kostí.

V závěru práce jsou diskutovány vzájemné interakce studovaných faktorů, jejich dopady na ontogenezi robusticity a rozsah v jakém se podílejí na výsledné funkční adaptaci kostí pozorované na osteologickém materiálu.

## **2. Cíl práce**

Cílem práce je shrnout ontogenetický vývoj biomechanických vlastností hutné kostní tkáně a vytvořit přehled faktorů, které ovlivňují formování robusticity kostí v průběhu ontogeneze nedospělých jedinců. Dále se práce bude zabývat vzájemnými interakcemi mezi faktory ovlivňujícími formování robusticity. Budou posouzeny dopady faktorů působících během ontogeneze nedospělých jedinců na morfologii kostí v dospělosti.

Vycházíme z předpokladu, že kosti jsou nejvíce plastické během vývoje, takže faktory působící v období před maturací pohybového aparátu budou významně ovlivňovat robusticitu kostry. Robusticita kostí postkraniálního skeletu je důležitým parametrem využívaným v bioarcheologii. Schopnost kostí adaptovat se na fyzickou aktivitu je využívána při rekonstrukci habituálních aktivit a subsistenčního chování minulých populací. Důležitou otázkou je, do jaké míry reflektuje robusticita pozorovaná v bioarcheologickém záznamu aktivity dospělých jedinců a nakolik se jedná o adaptace na podmínky působící na jedince během maturace.



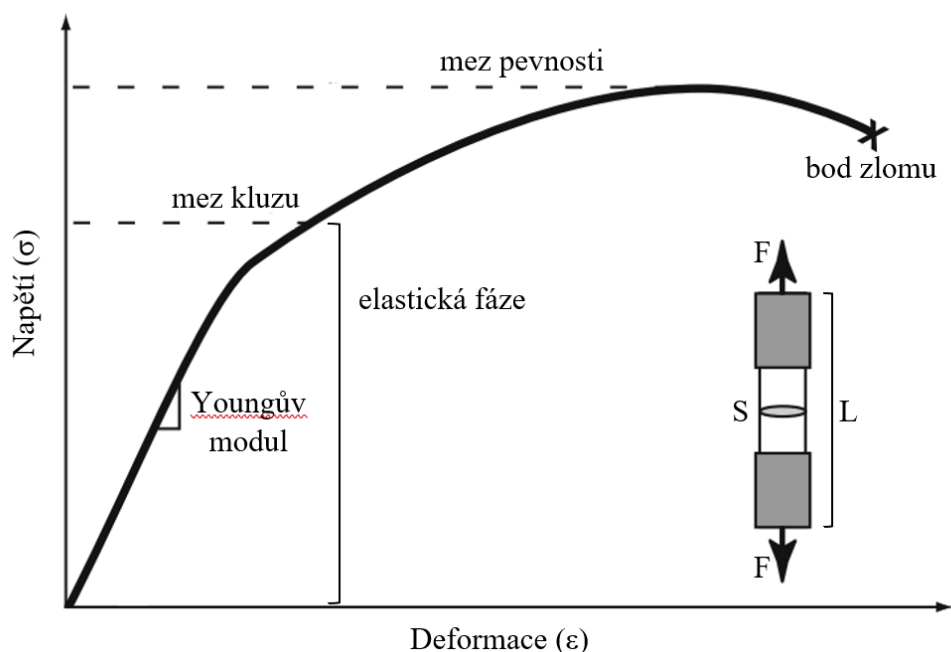
### 3. Robusticita

Robusticita je definovaná jako pevnost nebo pružnost kosti, adjustovaná k biomechanicky relevantnímu rozměru těla (Ruff et al., 1993). Pružnost (*rigidity*; zdroje pro překlady technické terminologie viz Přílohy: Tabulka 1) a pevnost (*strenght*) představují základní vlastnosti mechanicky namáhaného materiálu (Mrňák and Drla, 1981). Kvantifikace robusticity podle principů klasické mechaniky vychází z předpokladu, že dlouhá kost se při působení vnějších sil chová podobně jako nosník ve tvaru prutu s pláštěm a dutinou (Huiskes, 1982; Ruff et al., 1989). Robusticita vyjadřuje míru odolnosti kosti vůči mechanické zátěži (Pearson and Lieberman, 2004) a hraje významnou roli při rekonstrukci pohybové aktivity minulých populací (Rhodes and Knüsel, 2005; Ruff, 2019; Ruff et al., 2015; Sládek et al., 2016).

#### 3.1. Mechanické základy robusticity

Při popisu mechanické odolnosti vůči zátěži jsou důležité dvě fyzikální veličiny: mechanické napětí (*stress*;  $\sigma$ ; síla,  $F$ , která působí na jednotku plochy,  $S$ ;  $\sigma = \frac{F}{S}$ ) a deformace (*strain*;  $\varepsilon$ ; změna délky,  $\Delta L$ , na jednotku délky,  $L$ ;  $\varepsilon = \frac{\Delta L}{L}$ ). Veličiny jsou uvedené v Obrázek 1, výpočty podle Plánička and Kuliš (2009). Pokud na materiál působíme silou, vzniká v něm napětí, které způsobuje různou míru deformace. Při vynesení závislosti napětí na deformaci do grafu vznikne napět'ově-deformační (*stress-strain*) křivka. V mechanice se napět'ově-deformační křivka označuje jako tahový diagram a pro daný materiál má vždy stejný průběh (Plánička and Kuliš, 2009). Křivka na Obrázku 1 má průběh typický pro jednorázové zatížení dlouhé kosti.

Napětí o intenzitě menší, než je mez kluzu daného materiálu, nepůsobují trvalou deformaci. Lineární část grafu ohraničená shora mezí kluzu vypovídá o pružnosti (elasticitě) testovaného materiálu, kterou můžeme vyjádřit pomocí Youngova modulu ( $E$ ; modul pružnosti,  $E = \frac{\sigma}{\varepsilon}$ ). Youngův modul pružnosti vyjadřuje konstantu úměrnosti mezi napětím a jím vyvolanou deformací (Plánička and Kuliš, 2009). Graficky je pružnost vyjádřena strmostí křivky v elastické oblasti. Pokud na kost působí napětí o intenzitě přesahující mez kluzu, dojde k plastické deformaci materiálu. Mez pevnosti představuje největší sílu, jaké je kost schopná odolávat při daném typu zatížení, a vyjadřuje pevnost materiálu (Cole and van der Meulen, 2011). V bodě zlomu dojde ke zlomení kosti.



**Obrázek 1.** Napětí-ovně-deformační křivka pro kontinuální jednorázové zatížení. Upraveno podle (Cole and van der Meulen, 2011).

Mechanické síly na kost působí z vnějšího prostředí, nebo prostřednictvím svalů. Kostní tkáň na zátěž dynamicky reaguje. Za normálních okolností dochází během ontogeneze k modelaci kosti takovým způsobem, aby při běžné zátěži nedocházelo k překročení meze kluzu a k plastické deformaci kosti (Pearson and Lieberman, 2004). Můžeme pozorovat, že jak na evoluční, tak na ontogenetické úrovni dochází k funkčním adaptacím kostní tkáně nejčastěji změnou geometrického uspořádání kosti na transversálním průřezu (Burr et al., 2002; Erickson et al., 2002; Seeman, 2008).

### 3.2. Kvantifikace robusticity na příčném průřezu dlouhé kosti

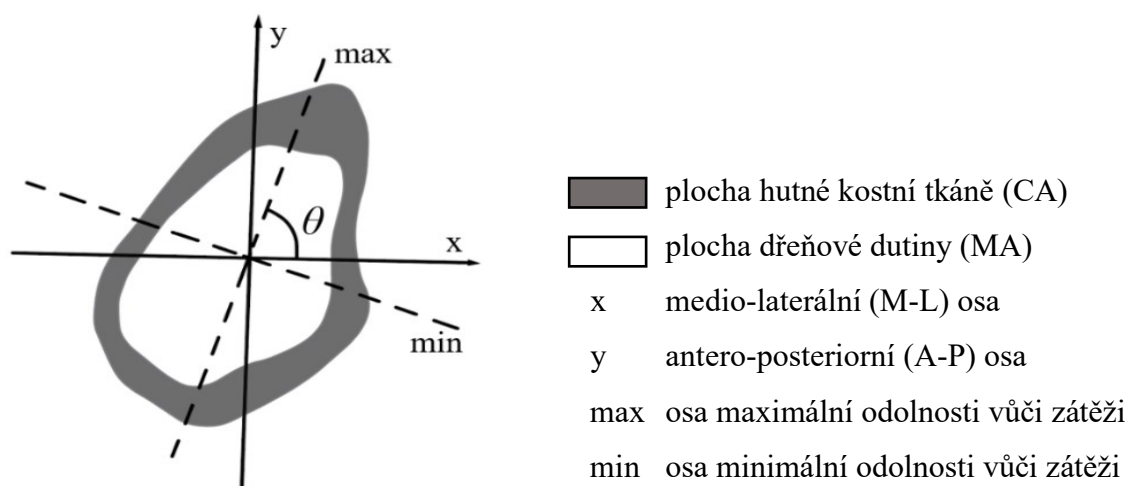
Mechanické síly způsobují změny v uspořádání kostní tkáně (Goodship et al., 1979; Pearson and Lieberman, 2004). Geometrické uspořádání kostní tkáně na transversálním průřezu (CSG; *cross sectional geometry*) vyjadřuje rozložení hutné kostní tkáně kolem neutrální osy (podélná osa procházející těžištěm každého příčného průřezu kosti; Nordin and Frankel, 2001). Změna průřezové geometrie kosti ovlivní schopnost kosti odolávat ohybu a torzi (Felsenberg and Boonen, 2005). Biomechanické parametry můžeme z rozložení hutné kostní tkáně na příčném průřezu kosti vyčíst na základě přirovnání těla dlouhé kosti k modelu nosníku (*beam theory*). Eulerova–Bernoulliho hypotéza předpokládá, že při ohýbání nosníku

zůstává plocha transversálního průřezu kolmá na osu nosníku a velikost mechanického zatížení je na transversálním průřezu úměrná vzdálenosti od neutrální osy (Nordin and Frankel, 2001).

Při zatížení působícím v těžišti a kolmo na osu prutu (tah a komprese) je pevnost a pružnost přímo úměrná množství materiálu (v případě kosti ploše hutné kostní tkáně na transversálním průřezu – CA; Trinkaus and Ruff, 1989). Z toho vychází parametr %CA (*percent cortical area*), který vyjadřuje relativní tloušťku hutné kostní tkáně na transversálním průřezu (Obrázek 2) a počítá se jako podíl  $CA / TA \times 100$  (Ruff et al., 1993). TA (*total area*) značí celkovou plochu průřezu a zahrnuje jak oblast hutné kostní tkáně, tak dřeňovou dutinu. Parametr %CA není výhradním prediktorem biomechanické robusticity, protože při mechanické analýze je kromě množství důležité i rozložení hutné kostní tkáně (Ruff, 2019).

Za fyziologických podmínek je kost zatěžována nejen tahem a kompresí, ale především ohybem, krutem a smykem, nebo jejich kombinací (Nordin and Frankel, 2001; Pearson and Lieberman, 2004; Ruff, 2019). Biomechanicky nejvýznamnější zatížení dlouhých kostí představuje ohyb a krut (Pearson and Lieberman, 2004). Pro vyhodnocení pružnosti v ohybu se používá veličina kvadratický moment průřezu ( $I$ ; *second moment of area*). Kvadratický moment popisuje rozložení plochy transversálního průřezu a lze ho vypočítat ke kterékoliv ose jako součet všech součinů částí plochy a druhých mocnin jejich vzdálenosti od osy ke které kvadratický moment počítáme (Mrňák and Drla, 1981).

Standardně se stanovují kvadratické momenty k anatomickým osám,  $I_x$  podle M-L osy a  $I_y$  podle A-P osy (Ruff, 2019). Maximální ( $I_{\max}$ ) a minimální ( $I_{\min}$ ) kvadratický moment se stanovuje k osám maximální a minimální mechanické odolnosti (v Obrázku 2 značené max a min; Trinkaus and Ruff, 1989).  $\theta$  značí úhel natočení osy maximální pružnosti



**Obrázek 2.** Příčný řez dlouhou kostí – *tibia*. Upraveno podle Trinkaus and Ruff (1989).

v ohybu kolem středu v těžišti plochy průřezu (Ruff, 2019). Polární kvadratický moment ( $J$ ; *polar second moment of area*) se vypočítává k těžišti průřezu, nebo jako součet kvadratických momentů dvou na sebe kolmých os ( $I_x + I_y$  nebo  $I_{\max} + I_{\min}$ ) (Mrňák and Drla, 1981). Polární kvadratický moment udává pružnost v krutu a také se používá jako index celkové pružnosti kosti (Trinkaus and Ruff, 1989).

Při ohýbání nosníku je vždy jedna strana zatěžována tahem a druhá strana tlakem, tím v materiálu vzniká ohybové napětí. Ohybové napětí působí nejsilněji na povrchu nosníku a je nulové v neutrální rovině, která prochází těžištěm nosníku (do těžiště kosti je umístěn průsečík anatomických os; viz Obrázek 2) a je kolmá na směr zatížení (Mrňák and Drla, 1981).

Pro výpočet parametru pevnosti v ohybu ke konkrétní ose vydělíme kvadratický moment vzdáleností vnějšího povrchu průřezu od dané osy, nebo od těžiště (pro pevnost v krutu; Ruff, 2019). Získáme veličinu průřezový modul ( $Z$ ; *section modulus*; Mrňák and Drla, 1981). Z praktických důvodů se používají průřezové moduly k anatomickým osám a k osám maximální a minimální mechanické odolnosti ( $Z_x$ ,  $Z_y$ ,  $Z_{\max}$  a  $Z_{\min}$ , v tomto pořadí). Paralelně k polárnímu kvadratickému momentu se pro výpočet pevnosti v krutu používá polární průřezový modul ( $Z_p$ ; *polar section modulus*), který také udává průměrnou pevnost kosti (Ruff, 2019).

Trinkaus et al. (1991) zdůrazňuje nutnost rozdílné interpretace robusticity a tvaru kostí při rekonstrukci pohybové aktivity minulých populací. Robusticita vypovídá o množství zátěže, které byla kostra během života jedince vystavená. Pro kvantifikaci robusticity je optimální využít veličinu  $J$  nebo  $Z_p$  (Rhodes and Knüsel, 2005; Sládek et al., 2016). Při rekonstrukci pohybových vzorců je nutné brát v potaz tvar kosti a rozložení kostní tkáně. Pro evaluaci CSG a relativní mechanické odolnosti kosti vůči zatížení působícímu v různých směrech využívány indexy (například  $I_{\max}/I_{\min}$ ,  $I_x/I_y$  nebo %CA), které specifikují funkční tvar kosti (Trinkaus and Ruff, 1989).

Na základě empirických dat byl zjištěn téměř izometrický vztah mezi délkou dlouhých kostí a jejich průřezovými parametry (Ruff et al., 1984), zároveň existuje silný vztah mezi tělesnou hmotností a průřezovými parametry kostí (Ruff, 2000). Obzvláště u nedospělých jedinců je důležité izolovat nárůst robusticity úměrný k celkovému zvětšení tělesných parametrů od zvyšující se odolnosti kostí vůči mechanické zátěži spojené s fyzickou aktivitou (Rauch, 2005; Ruff, 2003).

Pro srovnání robusticity mezi různými jedinci je nutné všechny parametry příčného průřezu kosti adjustovat na biomechanickou velikost kosti a těla (Ruff and Hayes, 1983a).

Pro adjustaci na biomechanickou velikost jsou využívány následující přepočty (Ruff, 2019):

$$CA \quad \text{plocha hutné kostní tkáně} \div \text{tělesná hmotnost (kg)} \times 10^2$$

$$Z \quad \text{průřezový modul} \div [\text{tělesná hmotnost (kg)} \\ \times \text{biomechanická délka kosti (mm)}] \times 10^4$$

$$I \quad \text{kvadratický moment} \div [\text{tělesná hmotnost (kg)} \\ \times \text{biomechanická délka kosti (mm)}^2] \times 10^5$$

Distribuce sil působících na kostní tkáň v živém organismu a adaptace biologického systému je dynamický proces. Aplikace mechaniky nosníku na strukturu kostní tkáně je zjednodušení komplexního systému. Přesto, na základě obecné platnosti fyzikálních principů, jsou výpočty založené na biomechanice kostí a CSG nejvhodnější pro kvantifikaci mechanické robusticity kosti (Pearson and Lieberman, 2004; Stock and Shaw, 2007).

## 4. Ontogeneze kostní tkáně

Důležitou funkcí kostry je odolávat mechanickým silám, které na ni působí, a poskytovat tělu oporu. Kosti zároveň slouží k ukotvení svalů a vazů, ochraně vnitřních orgánů, jako centrum krvetvorby a zásobárna pro metabolismus vápníku a fosforu (Pearson and Lieberman, 2004). Všechny funkce kostní tkáně musí být zachovány i během vývoje, kdy kost prodělává rozsáhlé morfologické změny. Základní principy vývoje kostní tkáně jsou klíčové pro porozumění vzniku morfologické variability kostí (Burr and Organ, 2017). Proces, kterým dochází ke vzniku a vývoji kostní tkáně se nazývá osifikace.

Osifikace se účastní 3 typy kostních buněk (Mackie et al., 2008). Osteoblasty jsou buňky mezenchymálního původu uložené podél cév. Produkují organickou část extracelulární matrix kostní tkáně (především kolagen typu I), polymerací organické matrix vzniká osteoid, který je dále mineralizován (převážně ionty Ca a P ve formě krystalků hydroxyapatitu). Poté co se osteoblasty obklopí matrix, přemění se na osteocyty (Čihák, 2001). Osteocyty jsou nepohyblivě uloženy v lakunách a vytvářejí dlouhé tenké výběžky cytoplasmy, jejichž prostřednictvím komunikují s okolními buňkami (Stout and Crowder, 2011). Osteocyty hrají důležitou roli při iniciaci remodelace kostní tkáně na základě reparace mikrofraktur (Heino et al., 2009). Třetím typem buněk kostní tkáně jsou osteoklasty (Čihák, 2001). Pohybují se volně v kostní tkáni a jejich primární funkcí je odbourávání kosti. Odbouraná kost následně může být nahrazena novou kostní tkání. Tento mechanismus je základní podmínkou přestavby kosti a umožňuje růst kosti (Stout and Crowder, 2011).

Fylogeneticky lze rozlišit primární kosti, které vznikají desmogenní osifikací ve vazivu (endesmálně) a sekundární kosti, které vznikají chondrogenní osifikací chrupavčité předlohy. V lidské ontogenezi jsou zachovány oba fylogenetické typy vývoje kostí (Scheuer and Black, 2000). Chondrogenní osifikace se dělí podle lokalizace v chrupavce na perichondrální, která probíhá na povrchu, a enchondrální, která je iniciována v osifikačních jádrech uvnitř chrupavky (Mackie et al., 2008). Typickým modelem pro demonstraci chondrogenní osifikace jsou dlouhé kosti, ačkoliv představují pouze menší část kosterních elementů, které tímto způsobem vznikají (Scheuer and Black, 2000).

### 4.1. Vznik a vývoj dlouhých kostí

Dlouhé kosti vznikají na základě chondrogenní osifikace primárního chrupavčitého modelu kosti (Mackie et al., 2008). Přibližně v osmém týdnu nitroděložního vývoje dojde k proniknutí cévního zásobení do nitra chrupavčitého modelu kosti. Krví jsou přiváděny

osteoblasty a uprostřed budoucí diafýzy vzniká primární osifikační centrum (Burr and Organ, 2017). Současně dochází k perichondrální osifikaci na povrchu diafýzy obklopujícím primární osifikační centrum. Na povrchu vznikající kosti se vytváří vláknité pouzdro a perichondrium je nahrazováno periostem (Burr and Organ, 2017). Osifikace pokračuje z primárního osifikačního centra směrem k oběma koncům diafýzy. Chondrocyty chrupavčitého modelu jsou ovlivňovány působením růstového hormonu a hormonu štítné žlázy, které stimulují nejprve hypertrofii a následně zánik chondrocytů (Mackie et al., 2008). Chrupavčitá předloha je kolonizována osteoblasty, které mineralizují kostní matrix a postupně se přeměňují na osteocyty. Nově vzniklá kostní tkáň je vláknitá a neuspořádaná. K uspořádání trámčité kostní tkáně dochází na základě mechanického zatížení kosti, které způsobí paralelní uspořádání kolagenních vláken ve směru zatížení a následně vznik lamel kompaktní kosti (Currey, 2002). Kostní tkáň uprostřed diafýzy je odbourávána a vzniká dřevná dutina (Burr and Organ, 2017).

Po narození vznikají v epifýzách sekundární osifikační centra, která osifikují souměrně ve všech směrech (Burr and Organ, 2017). Mezi epifýzou a diafýzou se nachází epifyzární růstová ploténka. Jedná se o oblast zvýšené proliferační a hypertrofické aktivity, která umožňuje longitudinální růst kosti (Scheuer and Black, 2000). Růst kosti je podmíněn přiměřeným mechanickým zatížením epifyzárních plotének (Frost, 1990).

## **4.2. Vývoj biomechanických parametrů kostní tkáně**

Během ontogeneze dochází k vývoji kostí takovým způsobem, aby účinně odolávaly obvyklé míře deformace způsobené mechanickým zatížením (Pearson and Lieberman, 2004; Ruff et al., 2006). Vývoj biomechanických parametrů lze pozorovat na úrovni materiálu (složení kostní tkáně) a struktury kosti (Currey, 2002; Nordin and Frankel, 2001).

Z biomechanického hlediska je kostní tkáň dvousložkový materiál sestávající z organické a anorganické složky, které zajišťují pružnost a zároveň pevnost kosti (Nordin and Frankel, 2001). Organická složka je z více než 90 % zastoupena kolagenními vlákny. Většinu anorganické hmoty tvoří hydroxyapatit (Pearson and Lieberman, 2004). Poměr organické a minerální složky se v průběhu života mění. U novorozence tvoří minerální složka asi 48 % hmotnosti kosti (Čihák, 2001), zatímco u dospělého člověka může tvořit až 65 % (Pearson and Lieberman, 2004).

Množství minerálů v kostní tkáni se vyjadřuje jako BMD (*bone mineral density*). BMD je podmíněna geneticky (Arden et al., 2009; Danielson et al., 1999), ale projevuje se také vlivem environmentálních faktorů. Vedle prenatálního období, kdy probíhá hlavní část osifikace,

je důležitým obdobím pro mineralizaci kostí puberta (Kröger et al., 1993; McCormack et al., 2017), na jejímž konci je dosaženo až 90 % maximální BMD (*peakBMD*) (Arden et al., 2009). Ženy dosahují *peakBMD* ve většině kostí kolem 20. roku života (Teegarden et al., 1995). Vývoj BMD ovlivňuje také dostatek vápníku ve stravě (Ruiz et al., 1995) a zároveň dostatek vitamínu D (Bischoff-Ferrari et al., 2001). Významnou roli při vývoji BMD hraje míra mechanického zatížení kostí. BMD pozitivně koreluje s tělesnou hmotností (Teegarden et al., 1995) a vyšší hodnoty BMD jsou zaznamenány u fyzicky aktivních jedinců (Conroy et al., 1993; Karlsson et al., 2000; Snow-Harter et al., 1990).

Dostatečná mineralizace kostí během ontogeneze je kritická pro prevenci osteoporózy (Kontulainen et al., 2013), která hrozí především ženám po menopauze, kdy dochází k poklesu hladiny estrogenu, který je důležitý pro vývoj a udržení mechanické odolnosti kostí (Ito et al., 1995). BMD je důležitým parametrem v klinické praxi, protože na základě *peakBMD* je možné předpovídat riziko zlomenin v pozdějším věku (Kontulainen et al., 2013). Z mechanického hlediska představuje BMD množství materiálu na danou plochu a není rozhodujícím parametrem mechanické odolnosti (Felsenberg and Boonen, 2005).

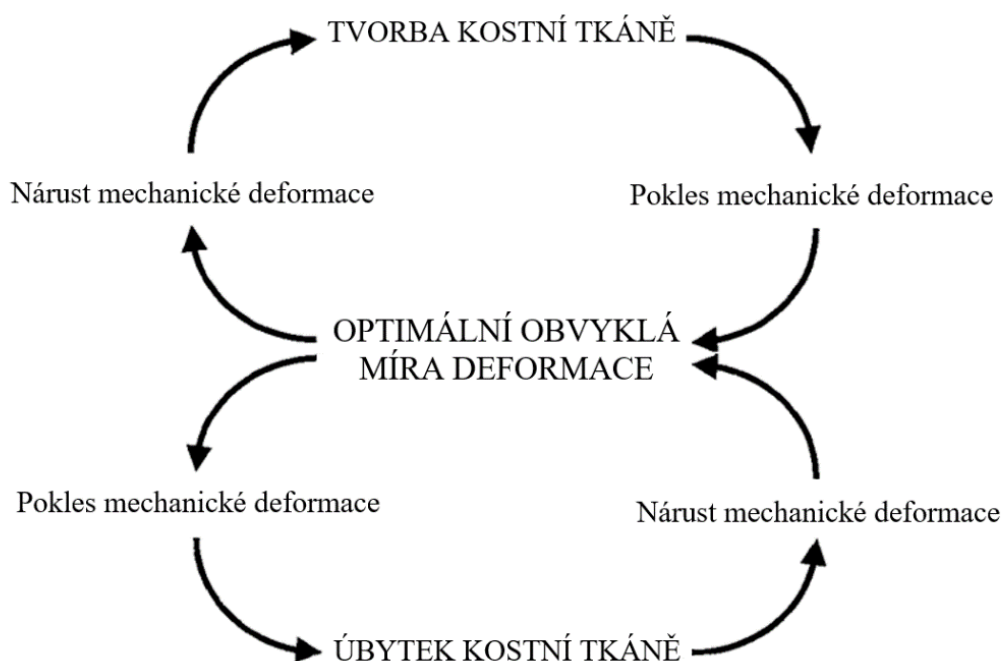
Vedle změn ve složení materiálu dochází během vývoje kostí k významným strukturním změnám (Parfitt et al., 2000). Vývojové změny ve struktuře kosti probíhají prostřednictvím celkového nárustu množství kostní tkáně, přestavby vnitřní organizace kostní tkáně a úpravy vnější morfologie kosti (Cole and van der Meulen, 2011). Vývoj struktury kostní tkáně probíhá na základě genetických predispozic (Blank, 2001; Pandey et al., 2009) a dále je formován především působením mechanických sil (Frost, 1987).

Vliv mechanické zátěže na formování kostí popisuje „Wolffův zákon“ (Pearson and Lieberman, 2004). Pod „Wolffův zákon“ spadají tři základní koncepty:

- původní myšlenka Julia Wolffa (1870), že architektonika kostních trámců je formována na základě směru ve kterém převážně působí mechanické síly
- kost je konstruována tak, aby bylo dosaženo optimální rovnováhy mezi mechanickou odolností kosti a spotřebou materiálu a hmotností kosti
- formování kosti probíhá na základě seberegulačního mechanismu, který je poháněn působením mechanických sil.

Z důvodu nejasnosti obsahu konceptu „Wolffova zákona“ navrhuji Ruff et al. (2006) zavedení přesnějšího termínu „funkční adaptace kosti“, který není zatížen neexplicitní terminologií.





**Obrázek 3.** Model zpětnovazebné regulace funkční adaptace kostní tkáně. Upraveno podle Ruff et al. (2006) a Lanyon et al. (1982).

Teorie funkční adaptace kosti popisuje reakci kostní tkáně na mechanickou deformaci, která vzniká působením mechanických sil na kost (Lanyon et al., 1982; Ruff et al., 2006). Při zvýšení míry mechanické deformace nad obvyklou úroveň (deformace způsobená mechanickým zatížením kosti přesáhne mez kluzu) dojde k mikropoškození kostní tkáně, které indukuje tvorbu nové kostní tkáně takovým způsobem, aby byla kost odolnější vůči zátěži, která poškození způsobila. Míra optimální mechanické deformace zpevněné kosti se vrátí na původní úroveň. Pokud není kost dostatečně mechanicky stimulována, dojde k resorpci kostní tkáně tak, aby odolnost kosti odpovídala snížené míře obvyklé mechanické deformace (Obrázek 3).

Mechanická deformace způsobená zatížením kosti je tím větší, čím delší je kost. Během ontogeneze roste kost do šířky úměrně k longitudinálnímu růstu, aby byl kompenzován efekt prodlužujícího se ramene páky (Rauch, 2005). Poměr mezi délkou a šířkou kosti pažní je u prepubertálních jedinců nezávislý na věku, výšce nebo fázi puberty.

Chlapci mají kosti širší než dívky už před začátkem puberty, což může být způsobeno vyšší mírou periostální apozice u chlapců. Zachování konstantního poměru mezi délkou a šířkou kosti vypovídá o synchronizaci longitudinálního a periostálního růstu (Clark et al., 2007). Limitem studie Clark et al. (2007) je úzké věkové rozmezí ( $9,8 \pm 0,33$  let) a manuální stanovení délky a šířky kosti pažní na základě snímků rentgenové denzitometrie.

Robusticita kostí vzniká v ontogenezi procesem modelace kostí. Modelace kostí probíhá současně na periostálním a endostálním povrchu. Zatímco na vnějším povrchu kostní tkáň přirůstá prostřednictvím periostální apozice, na vnitřním povrchu je odbourávána endostální resorpcí. Hutná kostní tkáň se tak přesouvá dál od středu kosti, kde se zvětšuje dřevná dutina (Pearson and Lieberman, 2004). Rychlost a koordinace periostální apozice a endostální resorpce je ovlivňována geneticky (Pandey et al., 2009), hormonálně (Walsh, 2015) a mírou mechanické zátěže (Frost, 1990; Ruff et al., 1994). Mechanická zátěž má rozhodující vliv na periostální apozici, zatímco změny na endostálním povrchu jsou více ovlivněny systémově působícími faktory (například hormonálně, zdravotním stavem a nutricí; Van Gerven et al., 1985).

## 5. Faktory ovlivňující vývoj robusticity

Robusticita kostí je během vývoje jedince i dále v životě formována na základě genetických predispozic, jejichž projev je ovlivňován působením enviromentálních faktorů (Sun et al., 2006). Obecně můžeme rozlišit faktory, které působí systémově v celém organismu a lokalizované faktory, které ovlivňují konkrétní tělesný segment (Ruff, 2018).

### 5.1. Mechanická zátěž

Klíčovým faktorem stimulujícím modelaci a remodelaci kostní tkáně je mechanické napětí vznikající působením gravitace a svalovou aktivitou (Frost, 1987; Huiskes et al., 2000; Ruff et al., 2006). Působení mechanické zátěže je převážně lokální, proto můžeme u nedospělých jedinců pozorovat disproporční vývoj robusticity kostí v jednotlivých tělesných segmentech. Ve studii provedené na archeologickém vzorku nedospělých jedinců z kmene Arikara (Ruff et al., 2013), byl srovnáván vývoj robusticity kosti stehenní (*femur*), kosti pažní (*humerus*) a dolní čelisti (*mandibula*). Byl posuzován věk, ve kterém jednotlivé segmenty dosahují 90 % hodnoty dospělé robusticity.

Dolní čelist dosahuje 90 % hodnoty dospělé robusticity kolem 10 roku, tedy v době, kdy dochází k erupci trvalé dentice a přechodu na stravu dospělých. Robusticita kosti pažní dosahuje 90 % dospělé hodnoty kolem 15 roku, tedy před ukončením růstu a dosažením plné tělesné hmotnosti, což vypovídá o zapojení adolescentních jedinců do manuálních činností s intenzitou odpovídající dospělým jedincům (Ruff, 2019). Kost stehenní dosahuje 90 % dospělé hodnoty až kolem 19 roku (Ruff et al., 2013). Vývoj robusticity kosti stehenní následuje nárůst tělesné hmotnosti, která je významným parametrem mechanického zatížení dolních končetin (Ruff, 2003).

Míra pohlavního dimorfismu v robusticitě kostí dolních končetin (odpovídající pohlavním rozdílům v míře mobility; Ruff and Hayes, 1983b) je u adolescentních jedinců srovnatelná s dospělými jedinci stejné populace. Pohlavní dimorfismus robusticity u adolescentních jedinců je dokladem účasti nedospělých jedinců na pohlavně specifických habituálních aktivitách (Ruff, 2019).

Význam vlivu mechanického zatížení kostí spojeného s pohybovou aktivitou na robusticitu kostí potvrdily rovněž klinické studie. Shaw and Stock (2009) zkoumali vztah mezi habituální aktivitou a morfologickou variabilitou kostí horních končetin u mužů (studentů vysokých škol), kteří se v průměru od 10 let intenzivně věnovali plavání nebo kriketu. Byla srovnávána bilaterální asymetrie kostí dominantní a nedominantní horní končetiny mezi oběma

skupinami atletů a kontrolní skupinou pohybově málo aktivních jedinců. Zatímco při všech plaveckých stylech dochází k téměř rovnoměrnému zatížení horních končetin, při kriketu převažují aktivity zatěžující primárně dominantní horní končetinu (házení).

Zjištěná robusticita kostí pažních odpovídala míře habituální mechanické zátěže. Ve srovnání se sedentárními jedinci z kontrolní skupiny vykazovali plavci bilaterálně vyšší míru robusticity kostí pažních. U hráčů kriketu byla zvýšená míra robusticity zjištěna pouze v dominantní horní končetině. Nedominantní končetina hráčů kriketu vykazovala míru robusticity srovnatelnou se sedentárními jedinci. Tělo kosti pažní dominantní končetiny hráčů kriketu navíc vykazovalo vyšší míru cirkularity v průřezu, která byla pravděpodobně způsobena vlivem zatížení v krutu působícím na kost pažní při házení (Shaw and Stock, 2009).

Výsledky studie Shaw and Stock (2009) jsou v souladu s tvrzením, že různé typy fyzické aktivity se specificky projevují na morfologii kostry a ovlivňují robusticitu zatížených kostí. Lze předpokládat, že pozorovaný nárůst robusticity byl umocněn aktivní participací testovaných jedinců na příslušných sportovních aktivitách před začátkem puberty, protože do období rané puberty se mechanická zátěž na kostech projevuje výrazněji než v pozdějších fázích života (Ducher et al., 2011).

V období puberty dochází k útlumu periostální apozice. Ze studie srovnávající direkcionální asymetrii robusticity kosti pažní mezi hrající a nehrající paží, provedené na pre-, peri- a postpubertálních tenistkách vyplynulo, že před dosažením puberty dochází v závislosti na zátěži ke zvýšení míry periostální apozice, zatímco u postpubertálních dívek se projevuje spíše vliv endokortikální apozice (Bass et al., 2002). K endokortikální apozici dochází vlivem zvýšené hladiny estrogenu, který v období zrychleného růstu zabraňuje resorpci kostní tkáně (Wang et al., 2006).

Studie, které se zaměřují na robusticitu kostí horních končetin způsobenou jednostranným mechanickým zatížením (typické například pro hráče raketových sportů), jsou výhodné pro izolování skutečného vlivu mechanické zátěže. Srovnáním bilaterální asymetrie hrající a nehrající paže lze posoudit nárůst robusticity přímo způsobený zvýšenou mírou fyzické aktivity vzhledem ke kontrolní, nehrající paži. Tímto způsobem lze u nedospělých jedinců efektivně odfiltrovat nárůst robusticity spojený s růstem a zároveň je omezeno zkreslení výsledků působením dalších faktorů. Množství a typ mechanické zátěže, které jsou kosti vystavovány během vývoje, především před začátkem puberty, přímo ovlivňuje robusticitu kostí v dospělosti (Warden et al., 2014).

Na lidských (Baab et al., 2018) i zvířecích modelech (Copes et al., 2010; Lieberman, 1996) byl pozorován fenomén systémové robusticity. Hypotéza systémové robusticity

vysvětluje nárůst tloušťky hutné kostní tkáně v tělesných segmentech, které nebyly přímo mechanicky zatěžovány, například lebeční kosti. K nárůstu systémové robusticity dochází v důsledku zvýšené hladiny růstového hormonu a hormonů štítné žlázy v krevním řečišti (Baab et al., 2018). Zvýšená hladina hormonů stimulujících růst kostní tkáně může být reakcí na vyšší míru fyzické aktivity během vývoje. Při testování juvenilních geneticky příbuzných jedinců byl u testovaných zvířat zjištěn větší nárůst tloušťky lebečních kostí u fyzicky aktivní skupiny (Lieberman, 1996).

Systémové působení mechanické zátěže na vývoj postkraniální robusticity má ve srovnání s lokálně působící zátěží spíše marginální význam. Dokladem je například nízká robusticita kosti pažní nehrající horní končetiny jednostranně trénovaných sportovců, která je srovnatelná s robustitou kostí pažní málo aktivních kontrolních jedinců (Shaw and Stock, 2009).

## 5.2. Genetické predispozice a populační rozdíly

Dědičnost a genetické předpoklady hrají významnou roli při formování robusticity jedince. Studie na myších ukázaly, že genetika vysvětluje 8,2 – 21,7 % variance geometrických vlastností kostí ve sledované populaci (Volkman et al., 2003). Opakované pokusy se dvěma liniemi inbredních myší (C3H a B6) ukázaly, že se tyto linie významně liší v reakci kostní tkáně na mechanickou zátěž. Kosti jedinců z linie C3H vyžadovaly vyšší míru mechanické deformace, aby byl zahájen proces remodelace a došlo u nich k menšímu nárůstu množství hutné kostní tkáně. Jedinci z linie B6 vykazovali vyšší míru periostální apozice už při nižší mechanické deformaci, zároveň ale došlo k větším ztrátám mechanické odolnosti kostí v souvislosti s imobilizací končetin (Wallace et al., 2017). Linie C3H má o více než 50% vyšší BMD než linie B6 (Judex et al., 2002), což je pravděpodobně příčinou jejich snížené senzitivity vůči mechanické deformaci.

Interindividuální variabilitu růstu dlouhých kostí u lidí zkoumali Pandey et al. (2009) v longitudinální studii provedené na základě radiografických snímků druhé kosti zápěstí jedinců, které sledovali od věku od 3 měsíců do 8 let. Zjistili signifikantní rozdíly v trajektorii růstu kosti do šířky mezi chlapci a dívkami a zároveň napříč pohlavími identifikovali dva morfologické typy: útlý (*slender*) a mohutný (*robust*), které se vzájemně liší mírou mohutnosti kostí (*robustness*; definovaná jako poměr celkové plochy příčného průřezu těla kosti, TA, a délky kosti), trajektorií vývoje a CSG. Příslušnost jedince k útlému nebo mohutnému morfologickému typu byla signifikantně rozpoznatelná už ve 3 měsících a z větší části byla ustanovená ve 2 letech. Následná trajektorie růstu kosti do šířky se lišila v závislosti

na příslušnosti k morfologickému typu a na pohlaví jedince. Příčinou rozdílů mezi útlými a mohutnými fenotypy je rychlost periostální apozice a koordinace s endostální resorpcí (Pandey et al., 2009).

Genetická variabilita se projevuje nejen na interindividuální úrovni, ale můžeme ji pozorovat i na populační úrovni. Rozdíly v robusticitě mezi holocenními populacemi jsou detekovatelné ještě před dosažením jednoho roku věku jedince, tedy dříve, než se může projevit vliv mechanické zátěže (Cowgill, 2010).

U současné populace pre- a peripubertálních jedinců z Republiky Jižní Afriky byly zjištěny rozdíly v reakci kostí na fyzickou aktivitu v závislosti na etnické příslušnosti (Meiring et al., 2013). U jedinců z africké etnické skupiny nebyly zjištěny signifikantní rozdíly v robusticitě kosti holenní mezi skupinami s vysokou a nízkou mírou fyzické aktivity. Robusticita kosti holenní u africké etnické skupiny byla srovnatelná s robustitou jedinců evropské etnické příslušnosti s vysokou mírou fyzické aktivity. Jedinci z evropské etnické skupiny s nízkou mírou fyzické aktivity měli kosti holenní méně robustní (Meiring et al., 2013). Vliv populační genetické variability na senzitivitu kostní tkáně na mechanickou zátěž byl úspěšně testován také na myším modelu (Wallace, 2013).

### **5.3. Klima**

Populační rozdíly v robusticitě kostí mohou být spojené s ekogeografickými faktory prostředí. Klimatické podmínky ovlivňují ekologii i morfologii živočichů včetně člověka. Obecně můžeme u populací žijících v chladných podmínkách pozorovat menší povrch těla vůči tělesné hmotnosti než u populací žijících v teplém podnebí. Významným parametrem negativně korelujícím s teplotou prostředí je bi-iliakální šířka. Zároveň mají populace žijící v chladnějších podmínkách relativně kratší končetiny (Ruff, 1994). Pozitivní korelace tělesné výšky a negativní korelace tělesné hmotnosti, BMI a bi-iliakální šířky s teplotou prostředí se projevuje rovněž u nedospělých jedinců a zůstává konstantní až do dospělosti (Cowgill et al., 2012).

Vyšší tělesná hmotnost zvyšuje mechanické nároky na kosti dolních končetin. U populací žijících v chladnějším podnebí můžeme pozorovat větší poměr hlavice kosti stehenní vzhledem k délce kosti (Ruff, 1994) a zároveň mohutnější (širší vzhledem k délce kosti) tělo dlouhých kostí (Pearson, 2000). Pearson (2000) ve své studii nebere v potaz tělesnou hmotnost ani bi-iliakální šířku, což vede k závěru, že chladnější klima zvyšuje robusticitu kostí. Chladnější klima u člověka mění proporce mezi tělesnou výškou a hmotností (která je reprezentována bi-iliakální šířkou; Ruff, 2000) a zároveň nárůst bi-iliakální šířky zvyšuje

množství mechanické zátěže působící na kosti dolních končetin na principu prodlouženého ramene páky. Po adjustaci na bi-iliakální šířku není patrný přímý vliv klimatu na robusticitu kostí (Ruff and Larsen, 2014).

## **5.4. Subsistenční strategie**

Subsistenční aktivity jsou činnosti vedoucí k zajištění přežití v daném prostředí. V souvislosti se změnou subsistenční strategie se mění fyzická aktivita, strava a některé demografické i kulturní parametry společnosti. U většiny populací lze pozorovat změny biomechanických parametrů kostí spojené s přechodem od lovecko-sběračské subsistenční strategie k více sedentárnímu způsobu života, jakým je například hortikulturalismus nebo zemědělství (Ruff, 2017). Změny robusticity dlouhých kostí, ke kterým v kontextu změny subsistence dochází, jsou populačně a regionálně specifické (Wescott, 2006).

Lovejoy et al. (2003) zdůrazňují roli genetických faktorů a zároveň argumentují proti významu, který je přisuzován působení mechanické zátěže při formování kostí a robusticity. Svou teorii mimo jiné podkládají argumentem, že většina experimentů dokládajících vliv mechanické zátěže na morfologii kostní tkáně byla provedena na nedospělých jedincích, u kterých nemůžeme předpokládat chování srovnatelné s dospělými.

Etnografické studie potvrzují, že se nedospělí jedinci běžně zapojují do subsistenčních aktivit. Podíl a typ subsistenčních aktivit vykonávaných nedospělými jedinci se liší mezi populacemi. Děti lovců a sběračů se podílejí na sběru a zpracování potravy přibližně od 4 let věku. Míra jejich zapojení je populačně specifická a odvíjí se od faktu, nakolik jejich zapojení zvýší celkový energetický zisk skupiny (Hawkes et al., 1995). Chlapci z kmene Hadza dostávají první tréninkový luk mezi 2 a 3 rokem věku (Marlowe, 2010). Děti neindustrializovaných zemědělců se většinou zapojují do subsistenčních aktivit ve věku mezi 6-10 lety, kdy vykonávají lehčí práce odpovídající jejich schopnostem. Jedinci starší 10 let vykonávají aktivity srovnatelné s aktivitami dospělých stejného pohlaví (Bradley, 1993).

Během lokomoce a habituálních aktivit jsou nejvíce zatěžovány kosti postkraniálního skeletu, proto jsou v bioarcheologii nejčastěji využívány pro výzkum pohybové aktivity minulých populací (Ruff et al., 1993).

### **5.4.1. Dolní končetiny: mobilita vs. terén**

V Evropě je patrný pokles robusticity kostí dolních končetin spojený se subsistenčními změnami na konci paleolitu a následným graduálním nárůstem sedentarity evropských populací (Holt et al., 2018). Vedle poklesu robusticity se s nástupem zemědělství typicky mění také rozložení hutné kostní tkáně na průřezu dlouhých kostí, které reflektuje změnu habituálních

aktivit. Významný je pokles odolnosti kosti stehenní a kosti holenní vůči A-P ohybu, způsobený poklesem míry mobility populace (Ruff et al., 2015).

V případě populace z pobřeží Georgie zaznamenali Ruff et al. (1984) v souvislosti s přechodem na zemědělství pokles většiny biomechanických parametrů kosti stehenní, který byl patrný především u mužů. Naproti tomu u jedinců ze zemědělské populace z Pecos Pueblo zjistili míru mechanické odolnosti kostí dolních končetin srovnatelnou s předzemědělskou populací z Georgie (Ruff et al., 1984). Shodným znakem obou zemědělských populací byla vyšší míra cirkularity kosti stehenní.

Vysoce mobilní populace (typicky, ale ne výhradně, lovci a sběrači) vykazují vyšší míru pohlavního dimorfismu v poměru A-P/M-L odolnosti kosti stehenní (Wescott, 2006). Vyšší míra pohlavního dimorfismu poukazuje na větší rozdíly v rozdělení rolí mezi pohlavími a větší rozdíly v mobilitě mužů a žen (Ruff and Larsen, 2014). Míra pohlavního dimorfismu robusticity může být ovlivněna také věkem, kdy se nedospělí jedinci začínají zapojovat do aktivit dospělých (Wescott, 2006). V populaci, kde jsou nedospělí jedinci dříve zapojeni do subsistenčních aktivit, může být vyšší míra pohlavního dimorfismu robusticity, protože aktivita před pubertou má na robusticitu větší vliv než po pubertě (Tan et al., 2014).

Celková robusticita kostí dolních končetin je silně ovlivněná terénem. Populace z hornatých oblastí mají vyšší celkovou robusticitu kostí dolních končetin (ale ne horních končetin) než obyvatelé nížin a pobřežních oblastí (Ruff, 1999). Obyvatelé hornatých oblastí mají zároveň zvýšenou odolnost kosti vůči ohybu v A-P směru. Důvodem je potřeba vyvinout větší sílu při chůzi do kopce nebo z kopce (Holt et al., 2018).

Specifickým případem mobility je pohyb na vodě prostřednictvím plavidel poháněných pádlováním. Pokud srovnáme dvě skupiny lovců-sběračů s podobnou mírou mobility, z nichž jedna skupina se pohybuje téměř výhradně po souši a druhá je silně závislá na pohybu po moři, zjistíme rozložení robusticity kostí v tělesných segmentech odpovídající typu mobility. Terestriální populace vykazují zvýšenou robusticitu kostí dolních končetin (kost stehenní, kost holenní a první kost nártní). Populace pohybující se primárně po vodě vykazují zvýšenou robusticity kostí horních končetin (kost pažní a klíční kost) a zároveň vyšší cirkularitu průřezu kosti stehenní (Stock and Pfeiffer, 2001).

#### **5.4.2. Horní končetiny: habituální aktivita**

Mechanická robusticita kostí horních končetin se mění v důsledku změny habituálních subsistenčních aktivit. Dobrým ukazatelem změn habituálních aktivit jsou změny direkcionalní asymetrie robusticity horních končetin, protože srovnáním robusticity mezi končetinami jednoho jedince je eliminováno působení ostatních faktorů. Změny direkcionalní asymetrie



horních končetin jsou pohlavně specifické a jsou ovlivněny rozdělením subsistenčních aktivit v rámci skupiny (Sládek et al., 2017).

Na konci paleolitu dochází v Evropě k poklesu direkcionální asymetrie robusticity kostí pažních u mužů. Příčinou poklesu direkcionální asymetrie je zvýšení robusticity levé kosti pažní, nejspíše v důsledku používání luku jako hlavní lovecké zbraně (Sládek et al., 2016). Etnografické záznamy lovců z kmene Hadza dokládají, že chlapci trénují lukostřelbu od dětství (Marlowe, 2010). Výrazný pokles direkcionální asymetrie robusticity kostí pažních u žen byl zaznamenán v neolitu. Příčinou bylo symetrické zatížení horních končetin při mletí obilí, kterému se ženy a mladé dívky v raně zemědělských populacích věnovaly až několik hodin denně (Sládek et al., 2016).

## 5.5. Strava

Strava ovlivňuje robusticitu dvěma způsoby. Tím prvním je přímý vliv typu potravin na mechanickou náročnost žvýkání. Jedinci z arktické oblasti, jejichž strava se skládá převážně ze sušeného masa a vyžaduje intenzivnější žvýkání, mají vyšší robusticitu dolní čelisti než jedinci, kteří se stravují snáze žvýkatelnou potravou (Holmes and Ruff, 2011). Populační rozdíly v robusticitě dolní čelisti jsou velmi malé u juvenilních jedinců a postupně se zvětšují. Robusticita dolní čelisti adolescentních jedinců dosahuje hodnot podobných dospělým jedincům ze stejné populace (Holmes and Ruff, 2011). Nárůst robusticity dolní čelisti je spojený s erupcí trvalé dentice, ke kterému dochází před pubertálním spurtem. Díky tomu mohou jedinci během puberty zpracovat dostatečné množství potravy, aby získali potřebné množství kalorií pro zrychlený růst a správný vývoj pohlavních orgánů (Ruff et al., 2013).

Strava může robusticitu ovlivnit také na systémové úrovni. Vliv nedostatečné výživy na růst kostí byl zkoumán na vzorku nedospělých jedinců ze středověkého Núbijského hřbitova na ostrově Kulubnarti (Hummert, 1983). Nedospělí jedinci vykazovali zvýšenou míru mortality, frekventovaný výskyt *cribra orbitalia* a analýza vlasů poukázala na nedostatek železa a hořčíku, což lze považovat za ukazatele stresu spojeného s nedostatečným příjmem a zpracováním živin. Kost holenní (*tibia*) vykazovala normální růst do délky a normální nárůst TA a CA, pravděpodobně na úkor zvýšené míry endokortikální resorpce, což se projevilo relativním úbytkem hutné kostní tkáně a abnormálními změnami %CA během vývoje. Pokles %CA byl patrný především v období pubertálního růstového spurtu, kdy je za normálních podmínek zahájena endosteální apozice a zastavuje se zvětšování MA.

Nárůst TA a dramatický úbytek %CA v důsledku excesivní endosteální resorpce byl pozorován také v klinických podmínkách, konkrétně v případě prepubertálních chlapců

hospitalizovaných z důvodu podvýživy (Garn et al., 1969). Distribuce kostní tkáně dál od neutrální osy zatížení může kompenzovat ztrátu materiálu a umožnit zachování mechanické funkce kostry. Typickým dokladem tohoto fenoménu jsou jedinci z archeologické populace z oblasti Great Basin, u kterých bylo zjištěno relativně malé množství hutné kostní tkáně, pravděpodobně v důsledku nedostatečné výživy. Díky optimalizaci rozložení kostní tkáně dosahovaly jejich kosti robusticity odpovídající vysoké míře fyzické aktivity (Ruff, 1999).

Důsledkem podvýživy je také nízká tělesná hmotnost, která může být příčinou snížené robusticity a BMD. Galusca et al. (2008) srovnával robusticitu a BMD mladých žen dlouhodobě trpících anorexií se ženami stejného věku a srovnatelného BMI, u kterých ale nebyla zjištěna porucha příjmu potravy a měly normální množství podkožního tuku i normální hladiny hormonů. Výsledky byly u obou skupin srovnatelné, navzdory faktu, že ženy netrpící anorexií vykazovaly normální až zvýšenou míru remodelace kostí.

Vliv obsahu mironutrientů (hlavně vápníku) ve stravě na vývoj kostní tkáně většina studií posuzuje v souvislosti s hustotou kostní tkáně a mírou mineralizace (například Lonzer et al., 1996; Ruiz et al., 1995). V longitudinální studii adolescentních jedinců nebyl prokázán signifikantní vliv příjmu vápníku ve stravě na množství kostní tkáně. Významnými prediktory *peak*BMD byla míra fyzické aktivity a normální tělesná hmotnost odpovídající věku (Welten et al., 2009). Případné negativní dopady nedostatku vápníku na úbytek kostní tkáně lze zmírnit fyzickou aktivitou (Lanyon et al., 1986). Nízká BMD může být z mechanického hlediska kompenzována rozložením hutné kostní tkáně dál od osy zatížení, nebo širší vrstvou hutné kostní tkáně.

## 5.6. Zdravotní stav

S přechodem na zemědělství se pojí zvýšená míra sedentarity obyvatelstva a vyšší populační hustota, která vede k nárustu frekvence infekčních onemocnění (Larsen, 2006). Infekční onemocnění mohou robusticitu ovlivnit pouze za předpokladu, že mají dostatečně dlouhý průběh. Typickým infekčním onemocněním s dlouhodobým chronickým průběhem je tuberkulóza. Podle analýzy aDNA *Mycobacterium tuberculosis* mohlo koexistovat s člověkem přibližně od doby před 15 000 lety, nejstarší archeologické nálezy pocházejí z Levanty a jsou datované do doby před přibližně 8 000 lety (Hershkovitz et al., 2015), což odpovídá období raného neolitu.

V kosterním záznamu se tuberkulóza projevuje charakteristickým zbrzděním vnitřní strany kostí lebečních a přítomností lézí. Na dlouhých kostech nedospělých jedinců se tuberkulóza projevuje porózními lézemi vycházejícími z periostu, zpomalením růstu

a deformací dlouhých kostí v důsledku napadení růstových plotének. Při dlouhodobé infekci dochází také k úbytku houbovitě kostní tkáně a zvýšené endostální resorpci (HersHKovitz et al., 2015).

Mansukoski and Sparacello (2018) zjistili signifikantně nižší robusticitu kosti pažní a kosti stehenní u dospělých mužů z 19. a začátku 20. století, kteří zemřeli na tuberkulózu, ve srovnání s jedinci s jinou příčinou smrti. Autoři diskutují, že společnou příčinou snížené robusticity i onemocnění tuberkulózou by v tomto případě mohl být nedostatek vitamínu D. Nedostatek vitamínu D způsobuje snížení sérové hladiny pohlavních hormonů, což u mužů vede ke snížení míry periostální apozice během puberty (Seeman, 2002). Nedostatek vitamínu D zároveň zvyšuje pravděpodobnost nakažení tuberkulózou a vede k těžšímu průběhu nemoci (Mansukoski and Sparacello, 2018).

Ke snížení robusticity může dojít také vzhledem k úbytku hmotnosti a absenci fyzické aktivity v důsledku celkové tělesné slabosti. Tuberkulóza zároveň ovlivňuje schopnost zpracování živin z potravy, tudíž se může projevit podobně jako malnutrice vysokou mírou endostální resorpce (Sparacello et al., 2016).

## 6. Závěr

Klíčovým faktorem ovlivňujícím ontogenezi robusticity je působení mechanické zátěže. Absolutní mechanická odolnost kostí nedospělých jedinců během ontogeneze narůstá úměrně s narůstající tělesnou výškou a hmotností. Robusticita je z definice adjustovaná k biomechanické velikosti těla, takže i u nedospělých jedinců je rozhodující vliv lokálně působící mechanické zátěže způsobené fyzickou aktivitou.

Stěžejním procesem pro vývoj robusticity je modelace kostí, která probíhá současně na periostálním a endostálním povrchu. Koordinace průběhu modelace je nastavena geneticky a mírně se liší i mezi pohlavími. Výsledkem geneticky determinované koordinace modelace kostí jsou odlišné fenotypy rozložení hutné kostní tkáně na příčném průřezu kosti. Situace, kdy je menší množství hutné kostní tkáně rozloženo dál od osy zatížení je mechanicky ekvivalentní situaci, kdy je větší množství hutné kostní tkáně rozloženo blíže kolem ose zatížení. Druhá varianta je mechanicky méně výhodná, protože vliv množství hutné kostní tkáně na robusticitu se exponenciálně zvyšuje se vzdáleností od neutrální osy zatížení.

Vztah mezi periostální apozicí a endostální resorpcí může být dále modulován v situaci, kdy vyvíjející se jedinec nemá dostatek potravy, nebo ji v důsledku nemoci nedokáže zpracovat. Podvyživení jedinci vykazují zrychlení endostální resorpce. Za předpokladu, že si jedinec udržuje vysokou míru fyzické aktivity, je mechanická odolnost kostí zachována zrychlením periostální apozice, která vede k rozložení hutné kostní tkáně dál od osy zatížení.

Robusticita kostí dospělých jedinců je do velké míry formována před pubertou. U postpubertálních jedinců je silně utlumena periostální apozice a další nárůst robusticity probíhá prostřednictvím apozice kostní tkáně na endostálním povrchu. Kostí nedospělých jedinců vykazují od raného věku podobné trendy biomechanických parametrů kostí jako dospělí jedinci ze stejné populace. Na základě etnografických studií bylo zjištěno, že nedospělí jedinci se přibližně od 6 let podílejí na subsistenčních aktivitách a nejpozději v pubertě se zapojují do pohlavně specifických aktivit dospělých.

Robusticita kostí je z velké části formována v kontextu habituálních aktivit, kterým se jedinec věnoval před maturací, tyto ale do velké míry odpovídají fyzické aktivitě dospělých jedinců. Další faktory mohou ovlivnit množství a typ fyzické aktivity a modulují způsob adaptace kostí na mechanickou zátěž.

## 7. Literatura

- Arden, N. K., Baker, J., Hogg, C., Baan, K. and Spector, T. D. (2009). The heritability of bone mineral density, ultrasound of the calcaneus and hip axis length: A study of postmenopausal twins. *Journal of Bone and Mineral Research*, 11(4), 530–534.
- Baab, K. L., Copes, L. E., Ward, D. L., Wells, N. and Grine, F. E. (2018). Using modern human cortical bone distribution to test the systemic robusticity hypothesis. *Journal of Human Evolution*, 119, 64–82.
- Bass, S. L., Saxon, L., Daly, R. M., Turner, C. H., Robling, A. G., Seeman, E. and Stuckey, S. (2002). The Effect of Mechanical Loading on the Size and Shape of Bone in Pre-, Peri-, and Postpubertal Girls: A Study in Tennis Players. *Journal of Bone and Mineral Research*, 17(12), 2274–2280.
- Beneš, M. (2019). *telefonická poradna Ústavu pro jazyk český AV ČR*, v. v. i. dne 14.10.
- Bischoff-Ferrari, H. a., Dietrich, T. and Dawson-Hughes, B. (2001). Positive association between 25-hydroxy vitamin D levels and bone mineral density: A population-based study of Younger and Older Adults. *The American Journal of Medicine*, 116, 634–639.
- Blank, R. D. (2001). Breaking down bone strength: A perspective on the future of skeletal genetics. *Journal of Bone and Mineral Research*, 16(7), 1207–1211.
- Bradley, C. (1993). Women's Power, Children's Labor. *Cross-Cultural Research*, 27, 70–96.
- Bräuer, G. (1988). *Antropologie: handbuch der vergleichenden biologie des menschen I*. (citováno podle Stock and Shaw, 2007).
- Burr, D. B., Robling, A. G. and Turner, C. H. (2002). Effects of biomechanical stress on bones in animals. *Bone*, 30(5), 781–786.
- Burr, David B. and Organ, J. M. (2017). Postcranial Skeletal Development and Its Evolutionary Implications. In C. J. Percival & J. T. Richtsmeier (Eds.), *Building Bones: Bone Formation and Development in Anthropology* (pp. 148–174). Cambridge University Press.
- Čihák, R. (2001). *Anatomie I* (2nd ed.). Praha. Grada Publishing
- Clark, E. M., Ness, A. R. and Tobias, J. H. (2007). Gender differences in the ratio between humerus width and length are established prior to puberty. *Osteoporosis International*, 18(4), 463–470.
- Cole, J. H. and van der Meulen, M. C. H. (2011). Whole bone mechanics and bone quality. *Clinical Orthopaedics and Related Research*, 469(8), 2139–2149.
- Conroy, B., Kraemer, W., Maresh, C., Fleck, S., Stone, M., Fry, A., Miller, P. and Dalsky, G. (1993). Bone mineral density in elite junior Olympic weightlifters. *Medicine and Science*

- in Sports and Exercise*, 25(10), 1103–1109.
- Copes, L. E., Schutz, H., Dlugoz, E. M., Judex, S. and Garland Jr, T. (2010). Locomotor activity, growth hormones, and systemic robusticity: An investigation of cranial vault thickness in mouse lines bred for high endurance running. *American Journal of Physical Anthropology*, 166(2), 442–458.
- Cowgill, L. W. (2010). The ontogeny of Holocene and late Pleistocene human postcranial strength. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(1), 16–37.
- Cowgill, L. W., Eleazer, C. D., Auerbach, B. M., Temple, D. H. and Okazaki, K. (2012). Developmental variation in ecogeographic body proportions. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(4), 557–570.
- Currey, J. D. (2002). *Bones: Structure and mechanics*. New Jersey. Princeton University Press
- Danielson, M. E., Cauley, J. A., Baker, C. E., Newman, A. B., Dorman, J. S., Towers, J. D. and Kuller, L. H. (1999). Familial resemblance of bone mineral density (BMD) and calcaneal ultrasound attenuation: The BMD in mothers and daughters study. *Journal of Bone and Mineral Research*, 14(1), 102–110.
- Ducher, G., Bass, S. L., Saxon, L. and Daly, R. M. (2011). Effects of repetitive loading on the growth-induced changes in bone mass and cortical bone geometry: A 12-month study in pre/peri- and postmenarcheal tennis players. *Journal of Bone and Mineral Research*, 26(6), 1321–1329.
- Erickson, G. M., Catanese, J. and Keaveny, T. M. (2002). Evolution of the biomechanical material properties of the femur. *The Anatomical Record*, 268(2), 115–124.
- Felsenberg, D. and Boonen, S. (2005). The bone quality framework: Determinants of bone strength and their interrelationships, and implications for osteoporosis management. *Clinical Therapeutics*, 27(1), 1–11.
- Frost, H. M. (1987). Bone “mass” and the “mechanostat”: A proposal. *The Anatomical Record*, 219(1), 1–9.
- Frost, H. M. (1990). Skeletal structural adaptations to mechanical usage (SATMU): 3. The hyaline cartilage modeling problem. *The Anatomical Record*, 226(4), 423–432.
- Galusca, B., Zouch, M., Germain, N., Bossu, C., Frere, D., Lang, F., Lafage-Proust, M. H., Thomas, T., Vico, L. and Estour, B. (2008). Constitutional thinness: Unusual human phenotype of low bone quality. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 93(1), 110–117.
- Garn, S. M., Guzmán, M. A. and Wagner, B. (1969). Subperiosteal gain and endosteal loss in protein-calorie malnutrition. *American Journal of Physical Anthropology*, 30(1), 153–155.

- Goodship, A. E., Lanyon, L. E. and McFie, H. (1979). Functional adaptation of bone to increased stress. An experimental study. *Journal of Bone and Joint Surgery - Series A*, 61(4), 539–546.
- Hawkes, K., O’Connell, J. F. and Blurton, N. G. (1995). Hadza Children’s Foraging: Juvenile Dependency, Social Arrangements, and Mobility among Hunter-Gatherers. *Current Anthropology*, 36(4), 688–700.
- Heino, T. J., Kurata, K., Higaki, H. and Väänänen, H. K. (2009). Evidence for the role of osteocytes in the initiation of targeted remodeling. *Technology and Health Care*, 17(1), 49–56.
- Hershkovitz, I., Donoghue, H. D., Minnikin, D. E., May, H., Lee, O. Y. C., Feldman, M., Galili, E., Spigelman, M., Rothschild, B. M. and Bar-Gal, G. K. (2015). Tuberculosis origin: The Neolithic scenario. *Tuberculosis*, 95(S1), S122–S126.
- Holmes, M. A. and Ruff, C. B. (2011). Dietary effects on development of the human mandibular corpus. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(4), 615–628.
- Holt, B., Whittey, E., Niskanen, M., Sládek, V., Berner, M. and Ruff, C. B. (2018). Temporal and Geographic Variation in Robusticity. In C. B. Ruff (Ed.), *Skeletal Variation and Adaptation in Europeans: Upper Paleolithic to the Twentieth Century* (pp. 91–132). John Wiley & Sons.
- Huiskes, R. (1982). On the modelling of long bones in structural analyses. *Journal of Biomechanics*, 15(1), 65–69.
- Huiskes, Rik, Ruimerman, R., van Lenthe, G. H. and Janssen, J. D. (2000). Effects of mechanical forces on maintenance and adaptation of form in trabecular bone. *Nature*, 405, 704–706.
- Hummert, J. R. (1983). Cortical Bone Growth and Dietary Stress Among Subadults From Nubia’s Batn El Hajar. *American Journal of Physical Anthropology*, 62, 167–176.
- Ito, M., Yamada, M., Hayashi, K., Ohki, M., Uetani, M. and Nakamura, T. (1995). Relation of early menarche to high bone mineral density. *Calcified Tissue International*, 57(1), 11–14.
- Judex, S., Donahue, L. and Rubin, C. (2002). Genetic predisposition to low bone mass is paralleled by an enhanced sensitivity to signals anabolic to the skeleton. *The FASEB Journal*, 16(10), 1280–1282.
- Karlsson, M., Linden, C., Karlsson, C., Johnell, O., Obrant, K. and Seeman, E. (2000). Exercise during growth and bone mineral density and fractures in old age. *The Lancet*, 355(9202), 469–470.

- Kontulainen, S. A., Kawalilak, C. E., Johnston, J. D. and Bailey, D. A. (2013). Prevention of Osteoporosis and Bone Fragility: A Pediatric Concern. *American Journal of Lifestyle Medicine*, 7(6), 405–417.
- Kröger, H., Kotaniemi, A., Kröger, L. and Alhava, E. (1993). Development of bone mass and bone density of the spine and femoral neck — a prospective study of 65 children and adolescents. *Bone and Mineral*, 23(3), 171–182.
- Lahr, M. M. and Wright, R. V. S. (1996). The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*, 31(2), 157–191.
- Lanyon, L. E., Goodship, A. E., Pye, C. J. and MacFie, J. H. (1982). Mechanically adaptive bone remodelling. *Journal of Biomechanics*, 15(3), 141–154.
- Lanyon, L. E., Rubin, C. T. and Baust, G. (1986). Modulation of bone loss during calcium insufficiency by controlled dynamic loading. *Calcified Tissue International*, 38(4), 209–216.
- Larsen, C. S. (2006). The agricultural revolution as environmental catastrophe: Implications for health and lifestyle in the Holocene. *Quaternary International*, 150(1), 12–20.
- Lieberman, D. E. (1996). How and why humans grow thin skulls: Experimental evidence for systemic cortical robusticity. *American Journal of Physical Anthropology*, 101(2), 217–236.
- Lonzer, M. D., Imrie, R., Rogers, D., Worley, D., Licata, A. and Secic, M. (1996). Effects of heredity, age, weight, puberty, activity, and calcium intake on bone mineral density in children. *Clinical Pediatrics*, 35(4), 185–189.
- Lovejoy, C. O., McCollum, M. A., Reno, P. L. and Rosenman, B. A. (2003). Developmental Biology and Human Evolution. *Annual Review of Anthropology*, 32(1), 85–109.
- Mackie, E. J., Ahmed, Y. A., Tatarczuch, L., Chen, K. S. and Mirams, M. (2008). Endochondral ossification: How cartilage is converted into bone in the developing skeleton. *International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 40(1), 46–62.
- Mansukoski, L. and Sparacello, V. S. (2018). Smaller long bone cross-sectional size in people who died of tuberculosis: Insights on frailty factors from a 19th and early 20th century Finnish population. *International Journal of Paleopathology*, 20, 38–44.
- Marlowe, F. W. (2010). *The Hadza: hunter-gatherers of Tanzania* (3rd ed.). University of California Press
- Matiegková, L. (1933). Tělesná zdatnost staých Egyptanů. *Anthropologie (1923-1941)*, 11, 197–215.



- McCormack, S. E., Cousminer, D. L., Chesi, A., Mitchell, J. A., Roy, S. M., Kalkwarf, H. J., Lappe, J. M., Gilsanz, V., Oberfield, S. E., Shepherd, J. A., Winer, K. K., Kelly, A., Grant, S. F. A. and Zemel, B. S. (2017). Association between linear growth and bone accrual in a diverse cohort of children and adolescents. *JAMA Pediatrics*, 171(9), 1–9.
- Meiring, R. M., Avidon, I., Norris, S. A. and McVeigh, J. A. (2013). A two-year history of high bone loading physical activity attenuates ethnic differences in bone strength and geometry in pre-/early pubertal children from a low-middle income country. *Bone*, 57(2), 522–530.
- Mrňák, L. and Drla, A. (1981). *Mechanika: Pružnost a pevnost pro SPŠ strojnické* (3rd ed.). Státní Nakladatelství Technické Literatury.
- Nordin, M. and Frankel, V. H. (2001). *Basic biomechanics of the musculoskeletal system*. Philadelphia. Lippincott Williams & Wilkins.
- Pandey, N., Bhola, S., Goldstone, A., Chen, F., Chrzanowski, J., Terranova, C. J., Ghillani, R. and Jepsen, K. J. (2009). Interindividual variation in functionally adapted trait sets is established during postnatal growth and predictable based on bone robustness. *Journal of Bone and Mineral Research*, 24(12), 1969–1980.
- Parfitt, A. M., Travers, R., Rauch, F. and Glorieux, F. H. (2000). Structural and cellular changes during bone growth in healthy children. *Bone*, 27(4), 487–494.
- Pearson, O. M. (2000). Activity, Climate, and Postcranial Robusticity. *Current Anthropology*, 41(4), 569–607.
- Pearson, O. M. and Lieberman, D. E. (2004). The aging of Wolff's "law": Ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *American Journal of Physical Anthropology*, 125(39), 63–99.
- Plánička, F. and Kuliš, Z. (2009). *Základy teorie plasticity*. Praha. České vysoké učení technické.
- Rauch, F. (2005). Bone growth in length and width: The Yin and Yang of bone stability. *Journal of Musculoskeletal Neuronal Interactions*, 5(3), 194–201.
- Rhodes, J. A. and Knüsel, C. J. (2005). Activity-related skeletal change in medieval humeri: Cross-sectional and architectural alterations. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(3), 536–546.
- Ruff, C. B. (1994). Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 37(19 S), 65–107.

- Ruff, C. B. (1999). Skeletal structure and behavioral patterns of prehistoric Great Basin populations. In B. E. Hemphill and C. S. Larsen (Eds.), *Prehistoric Lifeways in the Great Basin Wetlands : Bioarchaeological Reconstruction and Interpretation*. University of Utah Press.
- Ruff, C. B. (2000). Body size, body shape, and long bone strength in modern humans. *Journal of Human Evolution*, 38(2), 269–290.
- Ruff, C. B. (2003). Growth in bone strength, body size, and muscle size in a juvenile longitudinal sample. *Bone*, 33(3), 317–329.
- Ruff, C. B. (2017). *Skeletal Variation and Adaptation in Europeans: Upper Paleolithic to the Twentieth Century*. John Wiley & Sons, Inc.
- Ruff, C. B. (2018). Postcranial morphology, nontraditional analysis. In W. Trevathan (Ed.), *The International Encyclopedia of Biological Anthropology* (pp. 1–3).
- Ruff, C. B. (2019). Biomechanical analyses of archaeological human skeletons. In Katzenberg, M. A. and Grauer, A. L. (Eds.). *Biological Anthropology of the Human Skeleton* (pp. 183–206). John Wiley & Sons.
- Ruff, C. B., Garofalo, E. and Holmes, M. A. (2013). Interpreting skeletal growth in the past from a functional and physiological perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 150(1), 29–37.
- Ruff, C. B. and Hayes, W. C. (1983a). Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae—A biomechanical investigation: I. Method and general patterns of variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), 359–381.
- Ruff, C. B. and Hayes, W. C. (1983b). Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae—A biomechanical investigation: II. Sex, age, and side differences. *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), 383–400.
- Ruff, C. B., Holt, B., Niskanen, M., Sladek, V., Berner, M., Garofalo, E., Garvin, H. M., Hora, M., Junno, J.-A., Schuplerova, E., Vilkama, R. and Whittey, E. (2015). Gradual decline in mobility with the adoption of food production in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(23), 7147–7152.
- Ruff, C. B., Holt, B. and Trinkaus, E. (2006). Who’s afraid of the big bad Wolff?: “Wolff’s law” and bone functional adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(4), 484–498.

- Ruff, C. B. and Larsen, C. S. (2014). Long Bone Structural Analyses and the Reconstruction of Past Mobility: A Historical Review. In K. J. Carlson and D. Marchi (Eds.), *Reconstructing Mobility: Environmental, Behavioral, and Morphological Determinants* (pp. 13–29). Springer, US.
- Ruff, C. B., Larsen, C. S. and Hayes, W. C. (1984). Structural changes in the femur with the transition to agriculture on the Georgia coast. *American Journal of Physical Anthropology*, 64(2), 125–136.
- Ruff, C. B., Trinkaus, E., Walker, A. and Larsen, C. S. (1993). Postcranial robusticity in Homo. I: Temporal trends and mechanical interpretation. *American Journal of Physical Anthropology*, 91, 21–53.
- Ruff, C. B., Walker, A. and Teaford, M. F. (1989). Body mass, sexual dimorphism and femoral proportions of Proconsul from Rusinga and Mfangano Islands, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 18, 515–536.
- Ruff, C. B., Walker, A. and Trinkaus, E. (1994). Postcranial robusticity in Homo. III: Ontogeny. *American Journal of Physical Anthropology*, 93(1), 35–54.
- Ruiz, J. C., Mandel, C. and Garabedian, M. (1995). Influence of spontaneous calcium intake and physical exercise on the vertebral and femoral bone mineral density of children and adolescents. *Journal of Bone and Mineral Research*, 10(5), 675–682.
- Scheuer, L. and Black, S. (2000). *Developmental Juvenile Osteology* (1st ed.). Academic press.
- Seeman, E. (2002). Pathogenesis of bone fragility in women and men. *The Lancet*, 359(9320), 1841–1850.
- Seeman, E. (2008). Bone quality: The material and structural basis of bone strength. *Journal of Bone and Mineral Metabolism*, 26(1), 1–8.
- Shaw, C. N. and Stock, J. T. (2009). Habitual throwing and swimming correspond with upper limb diaphyseal strength and shape in modern human athletes. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(1), 160–172.
- Skedros, J. G., Sorenson, S. M., Hunt, K. J. and Holyoak, J. D. (2007). Ontogenetic structural and material variations in ovine calcanei: A model for interpreting bone adaptation. *Anatomical Record*, 290(3), 284–300.
- Sládek, V., Berner, M., Holt, B., Niskanen, M. and Ruff, C. B. (2017). Past Human Manipulative Behavior in the European Holocene as Assessed Through Upper Limb Asymmetry. In Ruff, C. B. (Ed.), *Skeletal Variation and Adaptation in Europeans* (pp. 163–208). John Wiley & Sons.

- Sládek, V., Ruff, C. B., Berner, M., Holt, B., Niskanen, M., Schuplerová, E. and Hora, M. (2016). The impact of subsistence changes on humeral bilateral asymmetry in Terminal Pleistocene and Holocene Europe. *Journal of Human Evolution*, 92, 37–49.
- Snow-Harter, C., Bouxsein, M., Lewis, B., Charette, S., Weinstein, P. and Marcus, R. (1990). Muscle strength as a predictor of bone mineral density in young women. *Journal of Bone and Mineral Research*, 5(6), 589–595.
- Sparacello, V. S., Roberts, C. A., Canci, A., Moggi-Cecchi, J. and Marchi, D. (2016). Insights on the paleoepidemiology of ancient tuberculosis from the structural analysis of postcranial remains from the Ligurian Neolithic (northwestern Italy). *International Journal of Paleopathology*, 15, 50–64.
- Stock, J. T. and Pfeiffer, S. (2001). Linking structural variability in long bone diaphyses to habitual behaviors: Foragers from the southern African Later Stone Age and the Andaman Islands. *American Journal of Physical Anthropology*, 115(4), 337–348.
- Stock, J. T. and Shaw, C. N. (2007). Which measures of diaphyseal robusticity are robust? A comparison of external methods of quantifying the strength of long bone diaphyses to cross-sectional geometric properties. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(3), 412–423.
- Stout, S. and Crowder, C. (2011). Bone Remodeling, Histomorphology, and Histomorphometry. In S. Stout & C. Crowder (Eds.), *Bone Histology: An Anthropological Perspective* (pp. 1–21). CRC Press.
- Sun, X., Lei, S. F., Deng, F. Y., Wu, S., Papacian, C., Hamilton, J., Recker, R. R. and Deng, H. W. (2006). Genetic and environmental correlations between bone geometric parameters and body compositions. *Calcified Tissue International*, 79(1), 43–49.
- Tan, V. P. S., Macdonald, H. M., Kim, S. J., Nettlefold, L., Gabel, L., Ashe, M. C. and McKay, H. A. (2014). Influence of physical activity on bone strength in children and adolescents: A systematic review and narrative synthesis. *Journal of Bone and Mineral Research*, 29(10), 2161–2181.
- Teegarden, D., Proulx, W. R., Martin, B. R., Zhao, J., McCabe, G. P., Lyle, R. M., Peacock, M., Slemenda, C., Johnston, C. C. and Weaver, C. M. (1995). Peak bone mass in young women. *Journal of Bone and Mineral Research*, 10(5), 711–715.
- Trinkaus, E., Churchill, S. E., Villemeur, I., Riley, K. G., Heller, J. A. and Ruff, C. B. (1991). Robusticity versus Shape: The Functional Interpretation of Neandertal Appendicular Morphology. *The Journal of Anthropological Society of Nippon*, 99(3), 257–278.

- Trinkaus, E. and Ruff, C. B. (1989). Diaphyseal cross-sectional morphology and biomechanics of the Fond-de-Forêt 1 femur and the Spy 2 femur and tibia. *Anthropologie et Préhistoire*, 100, 33–42.
- Van Gerven, D. P., Hummert, J. R. and Burr, D. B. (1985). Cortical bone maintenance and geometry of the tibia in prehistoric children from Nubia's Batn el Hajar. *American Journal of Physical Anthropology*, 66, 275–280.
- Volkman, S. K., Galecki, A. T., Burke, D. T., Paczas, M. R., Moalli, M. R., Miller, R. A. and Goldstein, S. A. (2003). Quantitative trait loci for femoral size and shape in a genetically heterogeneous mouse population. *Journal of Bone and Mineral Research*.
- Wallace, I. J. (2013). *Physical activity and genetics as determinants of limb bone structure*. (Doctoral dissertation, The Graduate School, Stony Brook University: Stony Brook, NY.).
- Wallace, I. J., Demes, B. and Judex, S. (2017). Ontogenetic and Genetic Influences on Bone's Responsiveness to Mechanical Signals. In C. J. Percival & J. T. Richtsmeier (Eds.), *Building Bones: Bone Formation and Development in Anthropology* (pp. 233–253). Cambridge University Press.
- Walsh, J. S. (2015). Normal bone physiology, remodelling and its hormonal regulation. *Surgery (United Kingdom)*, 33(1), 1–6.
- Wang, Q., Alén, M., Nicholson, P. H. F., Halleen, J. M., Alatalo, S. L., Ohlsson, C., Suominen, H. and Cheng, S. (2006). Differential effects of sex hormones on peri- and endocortical bone surfaces in pubertal girls. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 91(1), 277–282.
- Warden, S. J., Mantila Roosa, S. M., Kersh, M. E., Hurd, A. L., Fleisig, G. S., Pandey, M. G. and Fuchs, R. K. (2014). Physical activity when young provides lifelong benefits to cortical bone size and strength in men. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(14), 5337–5342.
- Welten, D. C., Kemper, H. C. G., Post, G. B., van Mechelen, W., Twisk, J., Lips, P. and Teule, G. J. (2009). Weight-bearing activity during youth is a more important factor for peak bone mass than calcium intake. *Journal of Bone and Mineral Research*, 9(7), 1089–1096.
- Wescott, D. J. (2006). Effect of mobility on femur midshaft external shape and robusticity. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(2), 201–213.
- Wolff, J. (1870). Ueber die innere Architectur der Knochen und ihre Bedeutung für die Frage vom Knochenwachsthum. *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medizin*, 50(3), 389–450. (citováno podle Pearson and Lieberman, 2004)

## 8. Seznam obrázků a příloh

### Obrázky

<b>Obrázek 1.</b> Napěťově-deformační křivka pro kontinuální jednorázové zatížení. ....	4
<b>Obrázek 2.</b> Příčný řez dlouhou kostí – <i>tibia</i> .....	5
<b>Obrázek 3.</b> Model zpětnovazebné regulace funkční adaptace kostní tkáně.....	11

### Přílohy

<b>Tabulka 1.</b> Seznam překladů technické terminologie. ....	33
--	----

## 9. Přílohy

**Tabulka 1.** Překlady technické terminologie podle Beneš (2019), Mrňák a Drla (1981) a Plánička a Kuliš (2009)

anglický termín	jednotka	značka	český termín
robusticity			robusticita
stress	Pa	$\sigma$	napětí
strain		$\varepsilon$	deformace
strenght			pevnost
rigidity			pružnost
yield point			mez kluzu
Young's modulus	N/m <sup>2</sup>	E	Youngův modul pružnosti
breaking point			mez pevnosti
beam theory			Eulerova-Bernoulliho hypotéza
second moment of area	mm <sup>4</sup>	I	kvadratický moment průřezu
polar second moment of area	mm <sup>4</sup>	J	polární moment průřezu
section modulus	mm <sup>3</sup>	Z	průřezový modul v ohybu ( $W_o$ )
polar section modulus	mm <sup>3</sup>	$Z_p$	polární průřezový modul